

Résumé

L'article relate de nouvelles prospections de cacaoyers spontanés, en 1995, dans le sud-est de la Guyane française. Deux nouvelles zones ont été étudiées, les berges des rivières Euleupousing et Yaloupi, affluents du haut-Oyapok, et quelques prélèvements ont été effectués le long du fleuve lui-même. Trois populations ont été identifiées. Le matériel collecté est décrit (localisation, écologie, morphologie). Des caractéristiques nouvelles ou rares du matériel spontané guyanais sont révélées, comme les fèves claires et la forme Calabacillo. L'absence totale de symptômes de balai de sorcière est confirmée. La discussion apporte des arguments en faveur d'une complète distinction entre cacaoyers guyanais et amazoniens.

Abstract

This article recounts new wild cocoa tree surveys undertaken in 1995 in southeastern French Guiana. Two new zones were investigated, the banks of the Euleupousing and Yaloupi rivers, tributaries of the upper-Oyapok, and a few samples were taken along the Oyapok itself. Three populations were identified. The material collected is described (location, ecology, morphology). New or rare characteristics of the wild Guianan material are revealed, such as pale beans and the Calabacillo pod type. The total absence of witches' broom symptoms is confirmed. The discussion argues in favour of making a complete distinction between Guianan and Amazon cocoa trees.

Resumen

El artículo relata nuevas prospecciones de cacao espontáneos, en 1995, en el sureste de la Guayana francesa. Se examinaron dos nuevas zonas silvestres, las orillas de los ríos Euleupousing e Yaloupi, afluentes del alto-Oyapok, y se realizaron algunas tomas de muestras a lo largo del río mismo. Se identificaron tres poblaciones. Se describe el material recolectado (ubicación, ecología, morfología). Aparecen nuevas o escasas características del material espontáneo guayanés, como los granos claros y la forma Calabacillo. Se confirma la ausencia total de síntomas de escoba de bruja. La discusión alega argumentos en favor de una completa distinción entre cacao guayanés y amazónicos.

Les cacaoyers spontanés de Guyane Nouvelles prospections

Lachenaud P.¹, Mooleedhar V.², Couturier C.³

¹ CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

² CRU, University of the West Indies, St Augustine, Trinidad

³ CIRAD-CP, BP 701, 97387 Kourou Cedex, Guyane Française

L'existence de cacaoyers spontanés, dans le sud-est de la Guyane française (carte 1), est connue depuis 1729. Leur présence est signalée dans les hauts bassins du fleuve Oyapok (rivières Kérindioutou, Euleupousing, Camopi, Yaloupi, Oyapok) et de la rivière Tanpok (appartenant au bassin du fleuve Maroni).

En 1987 et 1990, le haut Camopi, la Kérindioutou, le haut Oyapok et une petite partie du cours supérieur du Tanpok furent prospectés. Des représentants de 15 populations furent collectés. Une partie a été distribuée dans plusieurs pays (Lachenaud et Sallée, 1993) et 14 figurent en collection en Guyane (station CIRAD de Paracou-Combi, près de Sinnamary).

Grâce à des marqueurs isoenzymatiques, Lanaud (1987) a montré l'originalité des premiers cacaoyers rapportés des cours supérieurs des rivières Camopi et Tanpok : ils se distinguent nettement des bas-amazoniens et semblent proches des haut-amazoniens. En observant leurs caractéristiques morphologiques originales (taille, forme et verrucosité des cabosses), Lachenaud et Sallée (1993) ont confirmé cette importante découverte. Par une étude du polymorphisme de longueur des fragments (RFLP⁽¹⁾) utilisant des sondes cDNA, Laurent *et al.* (1994) ont montré que les clones GU du Camopi étaient différents des bas-amazoniens. N'Goran *et al.* (1994) l'ont confirmé en RAPD⁽²⁾. De plus, les premiers tests effectués sur un échantillon de 34 clones (comm.pers.) montrent que,

contrairement aux bas-amazoniens, ils sont tous auto-incompatibles.

Le matériel végétal est en cours de description et nous pouvons déjà proposer une nouvelle forme de cabosse, la forme « Guyanaise », intermédiaire entre l'Amelonado et l'Angoleta (figure 1), assez semblable à celle des cabosses du Rio Iça (au Brésil, appelé Putumayo au Pérou), affluent du Haut-Amazone (Barriga *et al.*, 1984).

Ces cacaoyers présentent une immunité vis-à-vis de la maladie du balai de sorcière (due à *Crinipellis pernicioso*, pathotype B) *in situ* et en collection, aussi bien en Guyane qu'à Trinidad et cette caractéristique fondamentale semble bien liée à une résistance génétique.

Le but affiché de toutes les expéditions de prospection dans le bassin amazonien

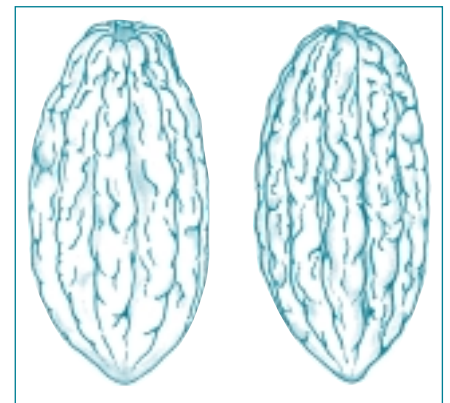
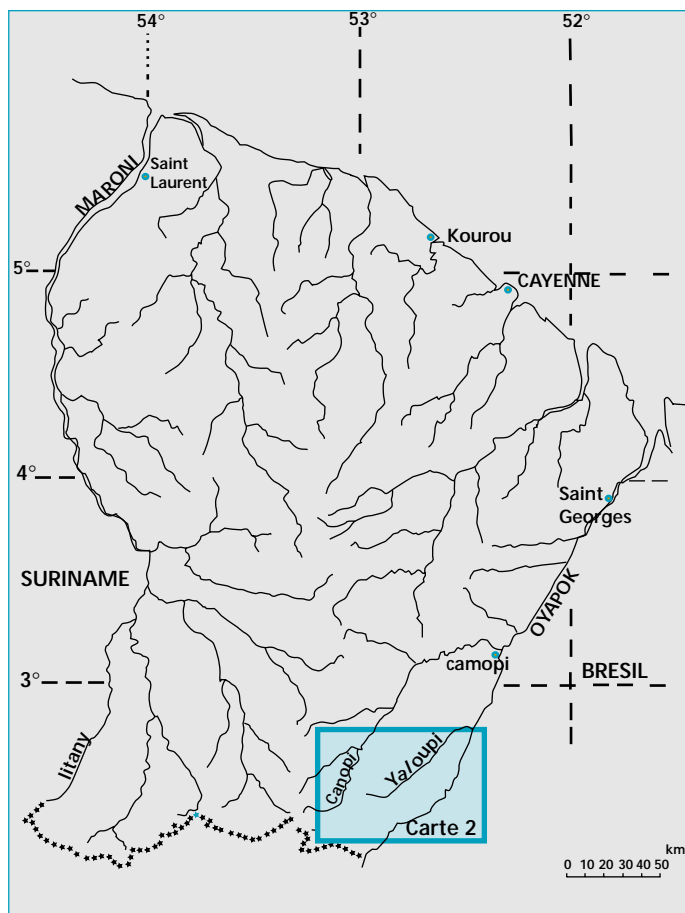


Figure 1. Forme Guyanaise, se caractérisant par une courbure régulière, un apex obtus, un collet peu discernable et un rapport longueur / diamètre typiquement voisin de 2 (2 à 2,2).
Guianan pod shape, characterized by a regular curve, a blunt tip, a very slight bottleneck and a typical length:diameter ratio of around 2 (2 to 2.2).

⁽¹⁾ RFLP : Restriction fragment length polymorphism.

⁽²⁾ RAPD : Random amplified polymorphism DNA.



Carte 1. Amérique du Sud, Guyane et zones de prospection. *South America, French Guiana and survey zones.*

étant la recherche de matériel résistant à cette maladie (Soria, 1970), on mesure donc l'extrême intérêt que présenterait l'introduction du matériel guyanais dans les programmes d'amélioration de pays comme l'Équateur ou le Brésil.

Cet article relate ces prospections de 1995 et présente les principales caractéristiques morphologiques et écologiques du matériel collecté.

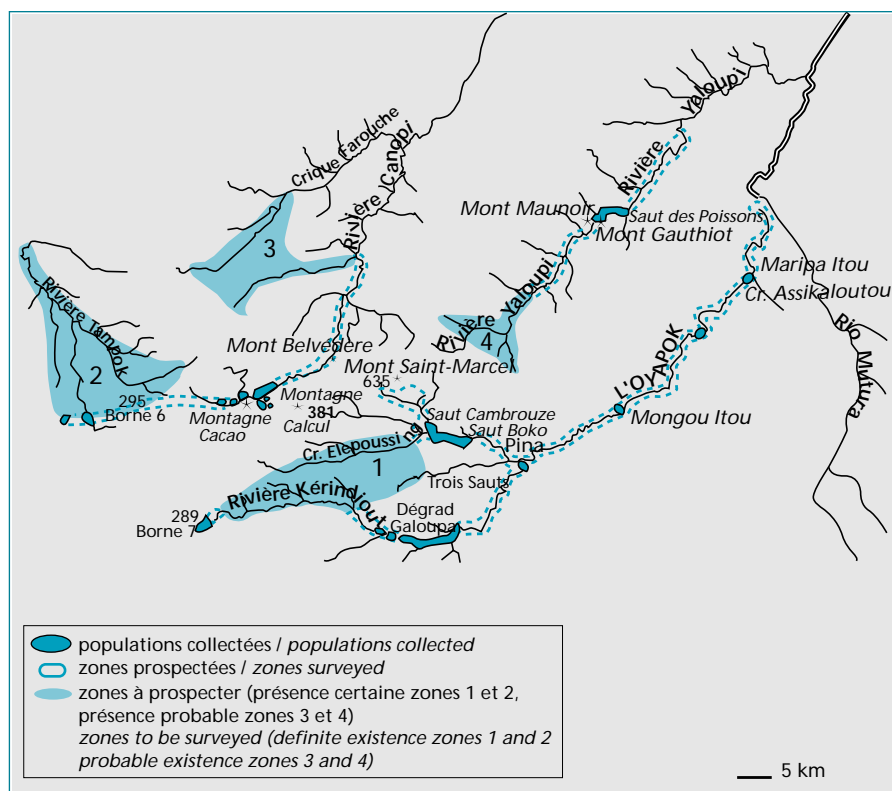
La discussion abordera les causes possibles de l'originalité des cacaoyers de Guyane, qui ne doivent pas être considérés comme des bas-amazoniens.

Les nouvelles zones prospectées, méthodologie

En avril 1995, dans le cadre d'un projet FIC (Fonds interministériel Caraïbes, France) associant le CIRAD⁽³⁾ et le *Cocoa Research Unit* (CRU) de l'*University of the West Indies* (Trinidad et Tobago), les berges des rivières Euleupousing et Yaloupi (ou Yaroupi) furent prospectées. Quelques prélèvements furent aussi effectués le long du fleuve Oyapok depuis le village amérindien de Pina jusqu'au confluent de la Yaloupi (carte 2). Le repérage des cacaoyers a lieu lors de la remontée des rivières et la collecte des échantillons de chaque groupement, de préférence sous forme de cabosses, lors de la descente. La prospection a lieu à l'époque supposée de la fructification.

Chaque cabosse cueillie est identifiée. Sur les arbres ne portant pas de cabosses, du bois de greffe est prélevé et conservé suivant la technique déjà décrite (Lachenaud et Sallée, 1993). Pour faciliter le repérage, un appareil de relèvement satellitaire portable GPS (*Global Positioning System*) fut utilisé. L'esquisse photogrammétrique au 1/200 000^{ème}, de l'Institut géographique national, réalisée d'après des relevés de 1955, seule carte disponible, nous a créé quelques difficultés lors de la prospection de l'Euleupousing, le tracé de la rivière présentant systématiquement un écart constant avec nos relevés GPS (photo).

Par rapport aux expéditions antérieures, les fiches de prospection adoptées étaient relativement simplifiées. Pour chaque arbre-mère, une fiche mentionne la date de collecte, la position (rive et relèvement GPS si possible), les données relatives à l'arbre : distance à la rive, architecture,



Carte 2. Détail des zones prospectées. / *Close-up of the survey zones.*

⁽³⁾ Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement.

hauteur, diamètre de la frondaison, nature et importance du peuplement, présence ou non de balai de sorcière et aux cabosses : forme, rugosité et présence de maladies.

La crique Euleupousing

Cette rivière, assez modeste pour la Guyane, conflue avec l'Oyapok légèrement en amont de Pina. Elle est virtuellement vierge car objet d'un tabou de la part des Indiens. Son cours ne présente qu'un seul obstacle sérieux, le Saut Boko, de 5 m de dénivellation.

Cependant, en amont, sa faible largeur rend la progression difficile à cause des nombreux arbres tombés. Nous avons prospecté la branche mère de la rivière, venant du Mont St Marcel (la branche ouest sur la carte 2 n'est qu'un petit exutoire marécageux) et certains affluents. La zone peuplée de cacaoyers commence quelques km en amont de Saut Boko et semble se terminer quelque peu en amont de Saut Cambrouze⁽⁴⁾, soit sur environ 10 km (carte 2). Le peuplement en cacaoyers est dense et continu. Nous avons considéré qu'il s'agissait donc d'une seule population et le matériel collecté a reçu l'appellation ELP (1 à 41).

L'Oyapok

Sur l'Oyapok, entre les confluent de l'Euleupousing et de la Yaloupi, quelques cacaoyers en situation ripicole furent collectés entre les positions 2° 20' 13" N (Saut Mongou Eutou) et 2° 35' 17" N (amont du confluent de la crique Assikaloutou). Ce matériel, dénommé OYA (1 à 4), sera à comparer au clone PINA prélevé plus en amont en 1990 (carte 2) et actuellement en cours d'étude. La présence possible de balai

de sorcière sur un cacaoyer de la rive brésilienne (non collecté) est à signaler.

La Yaloupi

Cet affluent de l'Oyapok, beaucoup plus important en largeur et en débit que l'Euleupousing, est aussi l'objet d'un tabou de la part des Indiens, en raison de la présence mythique d'Indiens « différents » et dangereux (Indiens « Longues oreilles » ou « Blancs »). Ce tabou et les obstacles importants à sa remontée expliquent son caractère de sanctuaire naturel intégral. En effet, dès les 20 premiers km après le confluent avec l'Oyapok, 3 sauts très difficiles (en particulier Saut Waïmikoulé, de 6 m de dénivellée sur 300 m de rapides) dissuadent et empêchent la pénétration. La rivière fut remontée pendant 3 jours, jusqu'à environ 2 km en amont du point 2° 30' 14" N, 52° 50' 04" W. Une population apparemment discontinue a été découverte sur environ 10 km de rives de l'amont immédiat du Saut des Polissoirs jusqu'à hauteur du Mont Maunoir (carte 2). Le matériel collecté a reçu le nom de YAL (1 à 8).

Résultats : le matériel collecté

Pour chaque pied-mère, le tableau 1 indique l'identification, la localisation (le relevé GPS n'est pas toujours possible en zones très boisées), la nature (cabosse ou bois de greffe) et la destination du matériel collecté. Seuls 7 pieds-mères ne portaient pas de cabosse. À une exception près, le matériel cloné a été greffé en Guyane. Les données descriptives des arbres-mères et des fruits sont présentées dans le tableau 2.

Pour la population de l'Euleupousing, abondante et parfois dense (arbres-mères 1 à 26), la distance moyenne à la rive est de 20 m (20,44 m), variant de 0 à 100 m ; la hauteur moyenne des arbres est de 10,85 m, le diamètre moyen des frondaisons de 8,38 m, et certains arbres sont très grands (25 m de haut et 20 m de diamètre de frondaison). Une faible majorité de cacaoyers se présente en touffe de rejets, mais un tiers environ développe un tronc unique.

Les cabosses sont de forme Amelonado dans 65 % des cas et Guyanaise pour le reste. Elles sont légèrement rugueuses (59 %) ou lisses (40 %) et presque totalement indemnes de maladies.

Les populations dispersées de l'Oyapok et de la Yaloupi sont trop faiblement représentées dans nos échantillons pour que les données soient actuellement exploitables.

Discussion

Les résultats montrent que la crique Euleupousing est bien peuplée de cacaoyers dans son cours moyen. Ils occupent les mêmes milieux que ceux du Camopi et de la Kerindiotou (sauf les pinotières⁽⁵⁾), ont un développement comparable (10,85 m de hauteur moyenne contre 10,25 m pour ceux du Camopi) et sont également totalement indemnes de symptômes de balai de sorcière. La forme et la rugosité des cabosses ne sont pas homogènes, mais leur variabilité semble moindre que dans les populations du Camopi. Cette population a pour caractéristique originale la présence de fèves de casse claire (pieds-mères 18 et 19) et une légère pigmentation rosâtre de la cuticule. Cette coloration a été remarquée sur certains Amelonado et haut-amazoniens (Barriga *et al.*, 1984), elle semble due à une réaction à l'insolation directe. Ces aspects devront être précisés par de futurs travaux de caractérisation.

Le fait que la distance moyenne à la rive soit de 20 m (et encore ne s'agit-il pas d'une moyenne barycentrique) pose un problème méthodologique qui pourrait invalider la recherche uniquement depuis les rivières (solution la plus rapide) puisque d'importantes populations existent à 100 m des berges, et même beaucoup plus comme dans le cas de la population Borne 7 (Lachenaud et Sallée, 1993). Il faudrait alors admettre que notre



P. Lachenaud

Sur la rivière Euleupousing. / On the river Euleupousing.

⁽⁴⁾ Cambrouze (ou cambrouse) : formation végétale à base de bambous remplaçant la forêt pluviale.

⁽⁵⁾ Pinotière : formation végétale à base de palmier-pinot (*Euterpe oleracea*) sur sols marécageux (Blancaneaux, 1981).

Tableau 1. Identification et localisation des pieds-mères, nom et destination (Dest) du matériel collecté. / *Identification and location of mother-trees, name and destination (Dest) of the collected material.*

N° /No.	Lat.N	Long.W	Rive /Bank	Ncab /Npods	Nom1 /Name1	Dest1	Nom2 /Name2	Dest2	Nom3 /Name3	Dest3
1			D	1	ELP1	G				
2			D	1	ELP2	G				
3	2° 19' 00	52° 58' 46	D	0	ELP3	G				
4			G	0	ELP4	G				
5			D	0	ELP5	G				
6			D	2	ELP6	B	ELP7	G		
7			D	1	ELP8	G				
8			D	1	ELP9	G				
9			D	1	ELP10	G				
10			D	3	ELP11	G	ELP12	B	ELP13	B
11			D	1	ELP14	G				
12			D	0	ELP15	G, B				
13			G	2	ELP16	G	ELP17	B		
14			G	2	ELP18	G	ELP19	B		
15			G	2	ELP20	G	ELP21	B		
16	2° 18' 31»	52° 58' 21»	G	2	ELP22	G	ELP23	B		
17			D	1	ELP24	B				
18	2° 18' 30»	52° 57' 40»	D	2	ELP25	G	ELP26	B		
19	2° 18' 26»	52° 57' 21»	D	2	ELP27	B	ELP28	G		
20	2° 18' 22»	52° 57' 09»	D	2	ELP29	B	ELP30	G		
21	«	«	D	2	ELP31	B	ELP32	G		
22	«	«	D	2	ELP33	B	ELP34	G		
23	2° 18' 09»	52° 56' 41»	D	2	ELP35	G	ELP36	B		
24	«	«	D	2	ELP37	G	ELP38	B		
25	«	«	D	2	ELP39	B	ELP40	G		
26			D	1	ELP41	G				
27	2° 20' 13»	52° 43' 58»	D	0	OYA1	G				
28	(2° 26' 37»	52° 37' 21»)	G	2	OYA2	G	OYA3	B		
29	2° 30' 53»	52° 33' 59»	D	0	OYA4	G				
30	2° 35' 17»	52° 45' 42»	G	2	YAL1	G	YAL2	B		
31	2° 36' 51»	52° 43' 44»	D	0	YAL3	G				
32			D	2	YAL4	B	YAL5	G		
33			D	1	YAL6	G				
34			D	2	YAL7	G	YAL8	B		

N° = numéro de l'arbre-mère, Lat.N = latitude nord, Long.W = longitude ouest, Ncab = nombre de cabosses récoltées sur le pied-mère, G = Guyane, B = Barbados. (un relevé entre parenthèses signifie une imprécision >100 m). / No. = mother-tree number, Lat.N = latitude North, Long.W = longitude West, Npods = number of pods taken from a mother-tree, G = French Guiana, B = Barbados. (a reading in brackets indicates an inaccuracy >100 m).

technique de prospection n'est pas adaptée aux rivières larges, aux fortes crues susceptibles de déposer cabosses et semences loin des berges. Une modification de la méthode, pour mieux prospecter la « terre ferme », accroîtrait les coûts de façon notable.

Sur l'Oyapok, les cacaoyers sont présents sur les 2 rives bien en aval de la population Pina collectée en 1990 (45 km à vol d'oiseau), mais en petit nombre. Les Indiens Wayäpi de Zidok parlent d'importantes populations dans l'intérieur, mais sans plus de précisions. La rive gauche pourrait donc faire l'objet d'une enquête préliminaire et, éventuellement, d'une prospection en profondeur.

Quant à la rivière Yaloupi, son cours moyen recèle également des cacaoyers, mais qui, *a priori*, semblent disséminés. Parmi les 5 pieds-mères collectés, 2 portaient des cabosses de la forme Calabacillo, exceptionnelle chez les Guyanais. Il est possible que les cacaoyers trouvés à l'amont immédiat du Saut des Polissoirs (YAL 4 à 8) aient été dispersés par l'homme, le site ayant été occupé sporadiquement, mais leur origine locale paraît évidente.

A l'exception d'un cas douteux, tout le matériel observé était indemne de symptômes de balai de sorcière, ce qui confirme les observations précédentes (Lachenaud et Sallée, 1993).

La carte 2 montre les zones bien représentées en collection, et celles qui devraient être prospectées car la présence de cacaoyers sauvages y est connue ou probable. La rivière Tanpok (zone 2), simplement abordée en 1987 et dont des descendants de 4 pieds-mères figurent en collection, paraît la plus prometteuse. Cependant, tout comme la crique Farouche, affluent du Camopi, au nom évocateur (zone 3), les autres zones sont d'accès particulièrement difficile : c'est le cas de la branche ouest de l'Euleupousing (zone 1) et des cours supérieurs de la Yaloupi (zone 4) et de la Kérindioutou (zone 1).

L'état actuel des recherches montre que les cacaoyers spontanés de Guyane ne doivent plus être considérés comme appartenant au groupe des bas-amazoniens, comme tous les auteurs l'ont fait jusqu'à présent : ils constituent un ensemble particulier au sein

des Forastero, au même titre que les hauts et bas-amazoniens. Les résultats antérieurs, exposés en introduction, qui démontrent leur originalité, renforcent les arguments de nature géographique et paléoclimatique. Les fleuves guyanais n'appartiennent pas au bassin de l'Amazonie et le plateau des Guyanes est séparé du bassin amazonien par diverses chaînes montagneuses (Monts Tumuc-Humac, Monts Wilhelmine, Serra Acarai, Monts Kamoia, Serra Pacaraima) qui atteignent 690 m en Guyane et culminent plus à l'Ouest à 2 810 m (Mont Roraima, Guyana) et à 3015 m au Pico da Neblina au Brésil. Compte tenu du mode de dispersion de l'espèce, ces chiffres, comparés à l'altitude du Haut-Amazonie péruvien à Iquitos, environ 100 m (Sioli, 1984), semblent exclure toute possibilité de lien naturel « récent » entre les cacaoyers de Guyane et les autres Forastero hauts ou bas-amazoniens. De nos jours, la couverture forestière est discontinue entre l'Amazonie proprement dite et le plateau des Guyanes : des savanes (llanos et campos) les séparent en partie. Il est très probable qu'ils furent complètement isolés

Tableau 2. Caractérisation des pieds-mères, des peuplements et des cabosses. / *Characterization of mother-trees, stands and pods.*

Pied-mère <i>Mother-tree</i>	D.Rive <i>D.bank</i>	Archi.	Haut. <i>Ht.</i>	Diam.	Peupl. <i>Stand</i>	Forme <i>Shape</i>	Rugosité <i>Roughness</i>	Maladies <i>Diseases</i>
1	0	TF /MS	6	6	3	G	0,5	0
2	50	TU /ST	10	5	3		0,5	0
3	0	TF /MS	5	10	5			
4	5	TU /ST	10	10	1			
5	3	QT	10	5	5			
6	5	TF /MS	12	10	3	A	0,5	0
7	5	TF /MS	10	10	3	A	0	0
8	20	QT	15	10	6	A	0	0
9	20	QT	12	8	6	A	0	0
10	20	TU /ST	20	6	5	A	0	0
11	15	TU /ST	10	20	6	A	0	0
12	0	TF /MS	8	10	1			
13	50	TF /MS	12	10	5	G	0,5	0
14	50	TF /MS	8	6	5	A	0	0
15	100	TU /ST	25	20	1	G	0,5	0
16	10	TU /ST	12	3	1	G	0	0
17	0,5	QT	6	5	2	A	0,5	0
18	0	TF /MS	8	6	1	G	0,5	1
19	2	TF /MS	10	10	1		0,5	0
20	1	QT	6	8	8	A	0,5	0
21	10	TU /ST	15	6	8	A	0,5	0
22	15	TU /ST	12	5	8	A	0,5	0
23	0	TF /MS	8	6	4	G	0,5	0
24	50	TU /ST	8	10	4	G	0	0
25	100	QT	20	8	~ 50	A	0,5	0
26	0	TF /MS	4	5	1	A	0	0
27	0	TF /MS	4	5	2			
28	4	TF /MS	10	10	1	A	0	0
29	0	TF /MS	3	5	3			
30	50	TU /ST	10	10	1	C	0	1
31	0	TF /MS	5	5	1			
32	200	TF /MS	25	15	2	A	0	0
33	200	TU /ST	12	5	2	C	0	0
34	200	TU /ST	10	5	6	A	0	0

Les arbres sont caractérisés par leur distance à la rive (D.rive), leur architecture (archi.), en tronc unique (TU), en touffe de nombreux rejets (TF) ou en 2 ou 3 troncs (QT), leurs dimensions (hauteur et diamètre de frondaison) ainsi que l'importance apparente du groupe (Peupl.). Les cabosses sont décrites par leur forme (A = Amelonado, G = Guyanaise, C = Calabacillo, l'absence de précision indiquant une déformation), leur rugosité (0 = lisse, 0,5 = légère rugosité) et la présence de symptômes de pourritures (1 = présence, 0 = absence). / *The trees are characterized by their distance from the bank (D.bank), their architecture (archi.), as a single trunk (ST), a tuft of many stems (MS) or 2 or 3 trunks (QT), their dimensions (height and canopy diameter), along with the apparent size of the group (Stand). The pods are described in terms of shape (A = Amelonado, G = Guianan, C = Calabacillo, no specification indicates deformation), their roughness (0 = smooth, 0.5 = slightly rough) and the existence of rot symptoms (1 = existence, 0 = absence).*

durant les périodes arides du Pléistocène correspondant aux phases glaciaires (Vuillemin, 1971; Prance, 1982 ; de Granville, 1982 ; Schubert, 1988 ; Van der Hammen et Absy, 1994), voire de l'Holocène (Tardy *et al.*, 1996 ; Charles-Dominique *et al.*, 1996). L'isolement pourrait aussi avoir été le fait d'un immense lac d'eau douce (hypothèse du « Lago Amazonas » de Frailey *et al.*, 1988, reprise par de Granville, 1992) s'étendant des Andes à l'actuel delta de l'Amazonie entre 35 000 et 2 500 ans BP (*Before Present*). Même durant les périodes interglaciaires, qui favorisaient le développement de la forêt, l'isolement partiel des Guyanes peut aussi avoir été le fait des transgressions marines envahissant le bassin amazonien et celui de l'Orénoque.

Les travaux de de Granville (1982 ; 1996 : comm. pers.), concernant l'existence d'un refuge guyanais évoluant en centre de diversification pendant le Pléistocène récent (- 22 000 à - 13 000 ans BP), montrent que la région de l'extrême sud-est de la Guyane

française correspondrait à une zone présu-mée de micro-refuges en mosaïque ou en réseau (forêts-galeries) en bordure Sud du refuge principal, au centre de la Guyane, ce qui s'accorde bien avec la dispersion actuelle des cacaoyers spontanés. Dans cette hypothèse, les peuplements continus actuels ne dépassant guère une dizaine de km, la faible capacité d'extension de l'espèce serait patente. Toutefois, il faut se garder de conclure, car d'autres épisodes secs ont eu lieu plus récemment (de Granville, 1982).

Conclusion

Cette nouvelle série de prospections enrichit donc la représentation en collection des cacaoyers spontanés de Guyane, puisque le nombre de bassins prospectés passe de 3 à 5. L'enrichissement quantitatif va de pair avec un enrichissement qualitatif, puisque des caractères nouveaux, ou peu représentés jusqu'à présent, ont été dé-

couverts, comme la forme Calabacillo ou les fèves claires.

Le matériel collecté a été partagé entre la collection CIRAD de Paracou-Combi en Guyane et la station de quarantaine du CRU à Barbados ; il pourrait être disponible à partir de 1997. Sa caractérisation et son évaluation sont à prévoir à moyen terme.

En ce qui concerne les futures prospections, 2 zones nous semblent prioritaires : la rivière Tanpok, affluent du Maroni, afin de connaître l'étendue de la population découverte en 1987, et celle comprenant le cours supérieur de la Kérindioutou et l'affluent Ouest de l'Euleupousing. ■

Remerciements : nos remerciements vont à nos amis Carlos et José Da Paixão, de Oiapoque (Brésil), responsables du succès de l'expédition, ainsi qu'à Michaël Guitton, pour ses dessins de cabosses guyanaises.

Bibliographie / References

- BARRIGA J. P., MACHADO P.F.R., ALMEIDA C.M.V.C. DE, ALMEIDA C.F.G. DE, 1984. Preservação e utilização dos recursos genéticos de cacau na Amazônia brasileira. Comunicado técnico especial, CEPLAC/DEPEA/COPEs (5), 37 p.
- BLANCANEUX P., 1981. Essai sur le milieu naturel de la Guyane française. Travaux et documents de l'ORSTOM (137) : 1-127.
- CHARLES-DOMINIQUE P., ABSY M.L., LEDRU M.P., RIERA B., SARDOU C., SERVANT M., TURCQ B., 1996. Incidents climatiques et modifications de l'écosystème depuis 3000 ans en Guyane française et en Amérique du Sud. *In* : Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, Bondy, France, 20-22 mars 1996. Bondy, France, ORSTOM, p. 223-228.
- FRAILEY C.D., LAVINA E.L., RANCY A., DE SOUZA J.P. FILHO, 1988. A proposed pleistocene/holocene lake in the Amazon Basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica* 18 (3-4) : 119-143.
- GRANVILLE J.J. DE, 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. *In*: Biological diversification in the tropics, G. T. Prance éd., New York, Etats-Unis, Columbia University Press, p. 159-181.
- GRANVILLE J.J. DE, 1992. Un cas de distribution particulier : les espèces forestières péri-amazoniennes. *C. R. Soc. Biogéogr.* 68 (1) : 1-33.
- LACHENAUD P., SALLÉE B., 1993. Les cacaoyers spontanés de Guyane. Localisation, écologie et morphologie. *Café Cacao Thé* 37 (2) : 101-114.
- LANAUD C. 1987. Nouvelles données sur la biologie du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Thèse de doctorat d'Etat, université de Paris XI, Orsay, France, 262 p.
- LAURENT V., RISTERUCCI A.M., LANAUD C., 1994. Genetic diversity in cocoa revealed by cDNA probes. *Theor. Appl. Genet.* 88 : 193-198.
- N'GORAN J.A.K., LAURENT V., RISTERUCCI A.M., LANAUD C., 1994. Comparative genetic diversity studies of *Theobroma cacao* L. using RFLP and RAPD markers. *Heredity* 73 : 589-597.
- PRANCE G.T., 1982. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. *In* : Biological diversification in the tropics, G.T. Prance éd., New York, Etats-Unis, Columbia University Press, p. 137-158.
- SCHUBERT C., 1988. Climatic changes during the last glacial maximum in northern south America and the Caribbean: a review. *Interciencia* 13 (3) : 128-137.
- SIOLI H., 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. *In* : The Amazon-limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin, Sioli éd., Dordrecht, Pays-Bas, W. Junk, 763 p.
- SORIA J., 1970. The latest cocoa expeditions to the Amazon basin. *Cacao* 15 (1) : 5-15.
- TARDY C., JEREMIE S., VACHER S., 1996. Identification de périodes de paléoincendies en Guyane française liées à des péjorations climatiques durant l'holocène : 10000-8000 bp, 6000-4000 bp et 2000-1500 bp. *In* : Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, Bondy, France, 20-22 mars 1996. Bondy, France, ORSTOM, p. 269-270.
- VAN DER HAMMEN T., ABSY M.L., 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 109 : 247-261.

Wild cocoa trees in French Guiana New surveys

Lachenaud P.¹, Mooleedhar V.², Couturier C.³

¹ CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

² CRU, University of the West Indies, St Agustin, Trinidad

³ CIRAD-CP, BP 701, 97387 Kourou Cedex, French Guiana

Wild cocoa trees have been known to exist in southeastern French Guiana (map 1) since 1729. They were reported in the upper basins of the Oyapok river (Kérindioutou, Euleupousing, Camopi, Yaloupi, Oyapok rivers) and Tanpok river (belonging to the basin of the Maroni river).

In 1987 and 1990, surveys were carried out in the upper Camopi, the Kérindioutou, the upper Oyapok and a short stretch of the upper reaches of the Tanpok. Representatives of 15 populations were collected. Some were distributed to several countries (Lachenaud and Sallée, 1993) and 14 are in the Guianan collection (CIRAD Paracou-Combi station, near Sinnamary).

Using isoenzymatic markers, Lanaud (1987) demonstrated the originality of the first cocoa trees brought back from the upper reaches of the Camopi and Tanpok rivers: they could clearly be

distinguished from the Lower Amazons and seemed similar to the Upper Amazons. After observing their original morphological characteristics (size, shape and wartiness of their pods), Lachenaud and Sallée (1993) confirmed this important discovery. In a restriction fragment length polymorphism study (RFLP) using cDNA probes, Laurent *et al.* (1994) showed that the GU clones from the Camopi were different from the Lower Amazons. N'Goran *et al.* (1994) confirmed this by RAPD⁽¹⁾. Moreover, the first tests carried out on a sample of 34 clones (pers. comm.) showed that, unlike the Lower Amazons, they were all self-incompatible.

Description of the plant material is currently under way and a new pod shape can already be proposed, the "Guianan" shape midway between the Amelonado and the Angoleta (figure 1), quite similar to that of pods from the Rio Iça (in

Brazil and Putumayo in Peru), a tributary of the Upper Amazon (Barriga *et al.*, 1984).

These cocoa trees are also immune to witches' broom disease (caused by *Crinipellis pernicios*, pathotype B) *in situ* and in the collection, in French Guiana as well as in Trinidad. This fundamental characteristic seems to be linked to genetic resistance.

As the purpose of all survey expeditions to the Amazon basin has been to find material resistant to this disease (Soria, 1970), it is easy to see the benefits to be derived from introducing Guianan material into the breeding programmes of countries such as Ecuador or Brazil.

This article recounts the 1995 surveys and describes the main morphological and ecological characteristics of the material collected.

The possible reasons for the originality of Guianan cocoa trees, which are not to be considered as Lower Amazons, are discussed.

⁽¹⁾ RAPD : Random amplified polymorphism DNA.

The new areas surveyed, methodology

In April 1995, under an FIC (*Fonds interministériel Caraïbes*, France) project associating CIRAD⁽²⁾ and the Cocoa Research Unit (CRU) at the University of the West Indies (Trinidad and Tobago), the banks of the Euleupousing and Yaloupi (or Yaroupi) rivers were surveyed and a few specimens were collected along the river Oyapok from the Amerindian village of Pina as far as the Yaloupi confluence (map 2). The cocoa trees were identified whilst moving upstream and specimens were collected from each group, preferably pods, on the return downstream. The survey took place during the presumed fruiting period.

Each of the pods collected was identity marked. Budwood was taken from trees without pods and preserved using the technique already described (Lachenaud and Sallée, 1993). To simplify location, a portable global positioning system (GPS) unit was used. When surveying the Euleupousing, we had a few problems with the photogrammetric chart to a scale of 1:200,000 produced by the National Geographical Institute from readings taken in 1995, as the position of the river was systematically offset compared to our GPS readings (photo).

Compared to earlier surveys, the survey sheets adopted had been relatively simplified. For each mother-tree a sheet was used to record the collection date, the position (bank and GPS reading if possible) and data relative to the tree: distance from the bank, architecture, height, canopy diameter, type and size of stand, existence or not of witches' broom) and to the pods: shape, wartiness and existence of diseases.

The Euleupousing creek

This river, which is quite small by French Guianan standards, joins the Oyapok just above Pina. It is virtually virgin territory as it is a subject of taboo among the Indians. Its course only involved one serious obstacle, the 5 m high Boko Falls.

However, upstream in its narrower stretches progress was hindered by many fallen trees. We surveyed the main branch of the river flowing from the Mont St Marcel (the western branch on the map is only a small marshy offshoot) and some of the tributaries. The cocoa tree zone started a few kilometres upstream from the Boko Falls and seemed to end a little way above the

Cambrouze Falls⁽³⁾, i.e. around 10 km (map 2). The cocoa tree stand was dense and continuous, so we considered it to be a single population and named the material collected ELP (1 to 41).

The Oyapok

On the Oyapok, between the Euleupousing and Yaloupi confluences, a few cocoa trees on the river bank were sampled between positions 2° 20' 13" N (Mongou Eutou Falls) and 2° 35' 14" N (upstream of the Assikaloutou creek confluence). This material, which we called OYA (1 to 4), will be compared to the PINA clone sampled further upstream in 1990 (map 2) and currently being studied. There was possible witches' broom on a cocoa tree on the Brazilian bank (not collected).

The Yaloupi

This tributary of the Oyapok, which is much wider and faster flowing than the Euleupousing, is also a subject of taboo among the Indians, due to the mythical presence of "different" and dangerous Indians ("Long-eared" or "White" Indians). This taboo and the major obstacles along its course explain how it has remained an integral natural sanctuary. Indeed, right from the first 20 km after the confluence with the Oyapok, 3 very difficult falls (especially the Waïmikoulé falls, with a drop of 6 m over 300 m of rapids) dissuade against and prevent penetration. We travelled up the river for 3 days, for around 2 km upstream of the point 2° 30' 14" N, 52° 50' 04" W. An apparently discontinuous population was discovered on a 10 km stretch of bank from just above the Polissoirs Falls to the Mont Maunoir (map 2). The material collected was called YAL (1 to 8).

Results: material collected

For each mother-tree, table 1 gives its identification, location (a GPS reading was not always possible in densely wooded zones), type (pod or budwood) and destination of the material collected. Only 7 mother-trees did not have any pods. Apart from one case, the cloned material has been budded in French Guiana. Descriptive data are given for the mother-trees and the fruits in table 2.

For the abundant and sometimes dense Euleupousing population (mother-trees 1 to 26), the average distance from the bank was 20 m (20.44 m) varying from 0 to 100 m, the average tree height 10.85 m, the average canopy diameter 8.38 m, and some of the trees were very large (25 m tall and a 20 m canopy diameter). A small majority of the cocoa trees developed as a tuft of stems, but around a third had a single trunk.

In 65% of cases the pods were of the Amelonado shape, the rest were Guianan. They

were slightly rough (59%) or smooth (40%) and almost totally disease-free.

The dispersed populations of the Oyapok and the Yaloupi are not represented enough in our samples for the data to be usable for the time being.

Discussion

The results show that the middle stretch of the Euleupousing creek is well populated with cocoa trees. They grow in the same surroundings as those of the Camopi and the Kerindioutou (except the cabbage palm stands⁽⁴⁾), have a similar development (10.85 m tall on average, as opposed to 10.25 m for those from the Camopi) and are also totally free of witches' broom symptoms. The shape and roughness of the pods are not uniform, but their variability seems less than in the Camopi populations. The originality of this population lies in the existence of pale beans (mother-trees 18 and 19) and slight pinkish coloration of the cuticle. This coloration has been noted on certain Amelonado and Upper Amazons (Barriga *et al.*, 1984) and seems to be caused by a reaction to direct sunlight. These aspects are to be elucidated in future characterization work.

The fact that the average distance from the bank was 20 m (and more over this is not a barycentric mean) raises a methodological problem and could invalidate a search solely from the rivers (quickest solution) since large populations exist 100 m from the banks, and even much further in the case of the Borne 7 population (Lachenaud and Sallée, 1993). It would then have to be accepted that our surveying technique is not appropriate for wide rivers where flooding is likely to deposit pods and seeds far from the bank. A modification of the method, to ensure more effective surveying of the "terra firma" would substantially increase costs.

On the Oyapok, there are cocoa trees, albeit in small numbers, on both banks some way downstream of the Pina population collected in 1990 (45 km as the crow flies). The Wayāpi Indians of Zidok speak of large populations in the interior, though without going into further detail. A preliminary survey could therefore be made of the left bank and, possibly, a survey deeper in the interior.

As regards the river Yaloupi, there are also cocoa trees along its middle stretch, though *a priori* they seem to be dispersed. Of the 5 mother-trees collected, 2 had Calabacillo type pods, which is exceptional in Guianan trees. It may be that the cocoa trees found immediately upstream from the Polissoirs Falls (YAL 4 to 8) had been dispersed by man, as the site has been occupied sporadically, but their local origin seems clear.

⁽²⁾ Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement.

⁽³⁾ Cambrouze (or cambrouse): bamboo-based vegetation replacing the rain forest.

⁽⁴⁾ Cabbage palm stands: cabbage palm (*Euterpe oleracea*) based vegetation on marshy soils (Blancaneaux, 1981).

Apart from one doubtful case, all the material observed was free of witches' broom symptoms, which confirms earlier observations (Lachenaud and Sallée, 1993).

Map 2 shows the zones that are amply represented in the collection, and those that need to be surveyed as wild cocoa trees are known to exist or are likely to exist there. The river Tanpok (zone 2), which was briefly touched upon in 1987 and whose progenies from 4 mother-trees are in the collection, seems to be the most promising. However, as with Farouche (wild) creek, a tributary of the Camopi, with its apt name (zone 3), access to the other zones is particularly difficult: the same applies to the western branch of the Euleupousing (zone 1) and the upper reaches of the Yaloupi (zone 4) and the Kérindioutou (zone 1).

As research now stands, it is clear that we should no longer consider the wild cocoa trees of French Guiana to be part of the Lower Amazon group, as all authors have done so far. They form a separate set within the Forastero, in the same way as the Upper and Lower Amazons. The earlier results mentioned in the introduction, which demonstrate their originality, back up the geographical and paleoclimatic arguments. Guianan rivers do not belong to the Amazon basin, and the Guianas plateau is separated from the Amazon basin by various mountain ranges (Monts Tumuc-Humac, Monts Wilhelmine, Serra Acarai, Monts Kamoia, Serra Pacaraima) which reach 690 m in French Guiana, culminating further west at 2,810 m (Mount Roraima, Guyana) and at 3,015 m at the Pico da Neblina in Brazil. In view of the way the species is dispersed, these figures, compared to the height of the Peruvian upper Amazon at Iquitos, around

100 m (Sioli, 1984), seem to rule out any possible "recent" natural link between the cocoa trees of French Guiana and the other Upper or Lower Amazon Forastero. Nowadays, the forest cover between Amazonia proper and the Guianas plateau is discontinuous: savannah (llanos and campos) partly separate them. It is highly probable that they were totally isolated from each other during the arid times of the Pleistocene period corresponding to the glacial phases (Vuillemier, 1971; Prance, 1982; de Granville, 1982; Schubert, 1988; Van der Hammen and Absy, 1994), or even the Holocene period (Tardy *et al.*, 1996; Charles-Dominique *et al.*, 1996). Such isolation could also have been brought about by an immense freshwater lake («Lago Amazonas» hypothesis put forward by Frailey *et al.*, 1988, taken up by de Granville, 1992) stretching from the Andes to the present-day Amazon delta between 35,000 and 2,500 years BP (Before Present). Even during the interglacial periods, which were propitious to forest development, partial isolation of the Guianas may also have occurred through marine transgressions invading the Amazon and Orinoco basins.

Work by de Granville (1982; 1996: pers. comm.) on the existence of a Guianan refuge developing into a centre of diversification during the recent Pleistocene (- 22,000 to - 13,000 years BP), revealed that the far southeastern region of French Guiana would seem to correspond to an assumed zone of micro-refuges forming a mosaic or network (forests-galleries) along the southern edge of the main refuge, in the middle of Guiana, which tallies well with the current dispersal of wild cocoa trees. In this hypothesis, as the current continuous stands barely exceed ten

kilometres or so, the poor extension capacity of the species would be obvious. Be that as it may, we should not rush to conclusions, as other dry episodes have occurred more recently (de Granville, 1982).

Conclusion

This new set of surveys has enhanced the representation of wild Guianan cocoa trees in the collection, increasing the number of surveyed basins from 3 to 5. This quantitative enrichment goes hand in hand with qualitative enrichment, since new or hitherto poorly represented characters have been discovered, such as the Calabacillo type pod or pale beans.

The material collected has been shared between the CIRAD collection at Paracou-Combi in French Guiana and the CRU quarantine station in Barbados; it may be available as of 1997. Its characterization and assessment are a medium-term task.

As regards future surveys, we feel that priority should be given to 2 zones: the river Tanpok, a tributary of the Maroni, to ascertain the extent of the population discovered in 1987, and the zone including the upper reaches of the Kérindioutou and the western tributary of the Euleupousing. ■

Acknowledgements : we should like to thank our friends Carlos and José Da Paixão, from Oiapoque (Brazil), who made the expedition such a success, along with Michaël Guitton for his drawings of Guianan pods.